

Bau und Entwicklung des Erstlingsgefieders, beobachtet am Hühnchen.

Von Dr. **Emil Pernitza.**

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 9. März 1871.)

Literatur.

- A. Meckel: „Über die Federbildung“. Archiv für Physiologie von Reil und Autenrieth. 1815. Band XII, S. 37.
 Reclam: „De plumarum pennarumque evolutione“. Disquisitio microscop. Lips. 1846. (Dissertation.)
 Schrenk: „De formatione pennarum“ Mitau 1847. (Dissertation.)
 Engel: „Über Stellung und Entwicklung der Federn“. Sitzungsberichte der k. öst. Akademie der Wissenschaften, Novemberheft 1856.
 Leydig: „Histiologie“.
 Gegenbauer: „Vergleichende Anatomie“.
 Samuel: Virchow's Archiv 50. Band, 3. Heft „Über Regeneration“.
 Remak: „Entwicklungsgeschichte“.

Alle diese Autoren mit Ausnahme Remak's haben dem Erstlingsgefieder entweder sehr wenig oder gar keine Aufmerksamkeit gewidmet; der Haupttheil ihrer Schriften handelt von der Entwicklung der grossen Schwungfedern.

A. Meckel hat der erste die Federchen des Vogelembryo etwas genauer angesehen, ja eigentlich dieselben als Federn erkannt; vor ihm gieng noch vielfach die Sage, die Vögel seien während ihres Eilebens behaart. Die Entstehung der Erstlingsfedern hat er nicht verfolgt, lässt sie jedoch per analogiam der grossen Federn in Säckchen aus Zellen hervorgehen, welche sich in einer supponirten Mutterflüssigkeit um frei schwimmende Kerne gebildet haben.

Ähnliches spricht Reclam aus; nach seiner Ansicht secernirt die *Pulpa* einen durchsichtigen Saft, das Cytoplastem; in

diesem Saft entstehen durch Verdichtungsvorgänge die Zellen welche das künftige Federchen aufbauen.

Die Bilder, welche er wiedergibt, haben keinen grossen Werth, sie sind Macerationspräparaten entnommen, da ihm, wie er selbst klagt, die Anfertigung von feinen Schnitten nicht gelingen wollte.

Engel sah nahe der Spitze der Federanlagen eine Knospe sich habitiren; er lässt sie Mutter werden und ihre Töchter nach abwärts gegen die Basis hin vorrücken und sich in die Bildung der verschiedenen Federpartien theilen.

Erst Remak erklärte die Federn als Abkömmlinge des Hornblattes und gibt über ihre Entstehungsgeschichte ein richtiges Allgemeinbild, in dessen Rahmen ich die Resultate meiner genaueren Untersuchungen eingeschaltet habe.

Das Federkleid, welches das Hühnchen trägt, sobald es seinen Eihüllen entschlüpft ist, gleicht lange nicht jenem, welches wir am puerilen Huhn zu sehen gewohnt sind. Statt der zierlichen Federformen treten uns plumpe, stäbchenförmige Anhänge der Haut entgegen, welche drehrund, ungefähr $\frac{1}{2}$ " lang, $\frac{1}{2}$ dick sind, und mit ihrem unteren Ende in einer seichten Tasche der Haut festsitzen, während ihr freies Ende mit leichter Zuspitzung ausläuft. In dieser Kleidung gleicht das Hühnchen mehr einem gestachelten als einem gefiederten Wesen. Ein leichtes Anfassen und leichtes Ziehen mittelst Pincette an solch einem plumpen Anhang verwandelt diesen plötzlich in ein sehr nettes Gebilde. Es folgt nämlich dem Zuge eine dünne schlauchförmige Hülle und zurück bleibt ein sehr zierliches Büschelchen von etwa 12—16 Fäserchen, die in der oben erwähnten Hauttasche in ein einziges, kurzleibiges Stämmchen verschmolzen, sonst aber ganz von einander gesondert sind und nach allen Richtungen hin auseinanderstieben.

Diese Metamorphose in feine Büschelchen machen alle die plumpen Anhänge in den ersten Stunden nach dem Ausschlüpfen des Hühnchens durch, indem die sie und die Haut überhaupt deckende Hülle — eine Art Cuticula — die sich unter dem Mikroskope aus verhornten, platten Epithelialzellen zusammengesetzt zeigt, abgestreift wird.

Kopf, Hals, Rumpf und die muskelführenden Theile der Extremitäten sind nun mit solchen flaumigen Büschelchen schütter bedeckt; diese allein bilden das Erstlingskleid des Hühnchens, eine Bedeckung, welche ein Analogon in den Wollhärchen der Säugethier-Embryonen findet, und schon in den ersten Lebenswochen durch ein solideres, in Bau und Entwicklung verschiedenes Gefieder ersetzt wird.

An diesen Erstlingsfedern fällt der Mangel eines Kieles und Schaftes, wenn man nicht jenes in der Haut steckende unscheinbare Stämmchen so nennen will, auf. Hingegen stellt jedes der 12—16 mehr minder gleich langen Fäserchen ein Miniaturfähnchen dar; man unterscheidet an jedem einen etwas stärkeren rundlichen Schaft, der in seinem mittleren Antheil eine leichte Anschwellung zeigt und dem zwei einander diametral entgegenstehende Längsreihen seitlicher, feinsten Fäserchen aufsitzen; diese sind bilateral symmetrisch geordnet und gebaut, stehen zum Schaft in einem spitzen nach oben zu offenen Winkel und zeigen verschiedene Länge; jene, welche dem mittleren, stärkeren Schafttheil angehören, übertreffen ihre Genossen um ein Gutes.

Unter dem Mikroskope zeigen diese Theile sehr einfache Verhältnisse. Der Schaft besteht aus einer Reihe grosser, dicht aneinander gelagerter und etwas abgeplatteter Zellen. — ähnlich den Zellen des Haarmarkes. Jedes seitliche Fäserchen baut sich aus einer einzigen Reihe überraschend langer, cylindroider, seitlich etwas compresser Hornzellen auf, die so aneinander gehalten sind, dass jede höher stehende mit ihrem unteren Ende in das obere ihrer tieferen Nachbarin eingeschachtelt ist, wodurch an jeder solchen Verbindungsstelle eine leichte Anschwellung entsteht, ähnlich den Knoten eines Grashalmes. — Solcher Zellen zählt man in den längeren Fäserchen etwa 18—20.

Die oberste Zelle verschmächtigt sich in eine feine Spitze, die unterste ist grösser und platter als die übrigen und schmiegt sich zum Theil rinnenartig sehr innig an den Schaft, an welchem sie bis zur Abgangsstelle des nächstunteren Seitenfäserchens herabzieht; also da, wo die unterste Zelle des ersten Seitenfäserchens vom Schaft sich abhebt, setzt sich schon wieder die

unterste Zelle des nächstfolgenden Fäserchens an u. s. f.; es wird auf diese Weise auf beiden Seiten des Schaftes je eine Halbrinne gebildet und beide zusammen bilden eine hornige Röhre, in welcher die Zellen des Schaftes liegen.

In jeder Federzelle findet sich ein deutlicher Kern; in den Zellen des Schaftes ist er rundlich, in jenen der Seitenfäserchen in die Länge gezogen.

An farbigen Federchen zeigt sich das Pigment in Form von kleinen, schwarzen Pünktchen in den Zellen der seitlichen Fäserchen abgelagert.

Die Vorgänge bei der Entwicklung dieser Ertlingsfedern lassen sich von Anfang bis zu Ende mit Präcision verfolgen; man hat es ja mit Objecten zu thun, die an die freie Oberfläche des Embryo förmlich hinausgeschoben sind, deren zellige Elemente überdies höchste Einfachheit und verwunderliche Regelmässigkeit in der Anordnung zeigen.

Dem unbewaffneten Auge präsentiren sich als erste Andeutungen des künftigen Federchens zuerst auf der Rückenhaut des acht Tage alten Embryo winzige, rundliche Höckerchen; allmählig bis zum 11. Bruttage bedeckt sich die ganze Haut mit solchen Excrescenzen; diese zeigen ein sehr rasches Längenwachsthum, verjüngen sich am freien Ende zu einer stumpfen Spitze, während der mittlere Antheil sich mässig verdickt. Der Basaltheil sinkt immer tiefer in die Haut ein oder vielmehr die Haut erhebt sich rings um ihn her und bildet so eine seichte Tasche, in welcher der Grund des Federchens festsetzt. — So lange diese Hauttaschen nicht eine gewisse Tiefe erreicht haben, lassen sich die keimenden Federn leicht abstreifen; vom 15. Bruttage an gewinnen sie schon mehr Festigkeit und am 17. Bruttage sitzen sie schon recht fest; ein saches Anziehen mittelst Pincette genügt nicht mehr sie zu entfernen, dem Zuge folgt bloß die schlauchförmige Epithel-Hülle und zurück bleibt das zierliche Federchen nahezu vollendet, wie es oben beschrieben wurde.

So weit die zumeist in den Vordergrund tretenden makroskopischen Daten, die im Ganzen sehr wenig zur Beleuchtung der Entwicklungsfrage beitragen. Die mikroskopische Durchforschung

der Federenlagen gehört mit zu den lohnendsten, wenngleich etwas mühsamen Aufgaben.

Ich nahm die Untersuchungs-Objecte von Hühner-Embryonen, die in schwacher Chromsäurelösung gehärtet waren, wählte möglichst pigmentfreie Anlagen (denn die Anwesenheit des Pigmentes beeinträchtigt auf das Schlimmste die Deutlichkeit der Bilder)¹, färbte sie in einer schwachen Lösung karminsäuren Ammoniaks und bettete sie behufs Anfertigung feinsten Quer- und Längsschnitte in Parafin, welches mir insofern sehr gute Dienste leistete als es die jeweilige Lage des Untersuchungsobjectes durchscheinen und somit die Schnittführung präcisiren lässt. Die also gewonnenen Schnitte wurden sofort auf ein Objectglas gebracht, durch Terpentin des noch anhaftenden Parafins entledigt und sofort in verflüssigtes Damarharz eingeschlossen.

Einer grossen Reihe von Präparaten entnahm ich folgendes:

Die primitivste Form der künftigen Feder, jene dem unbewaffneten Auge sichtbaren Höckerchen sind sackförmige Ausstülpungen des Hornblattes, deren Binnenraum von einer mächtigen Papille der Cutis eingenommen ist; man unterscheidet deutlich eine oberflächlichste, sehr dünne Lage platter, verhornter Epithelzellen, die in gleichbleibender Stärke auch die übrige Haut des Embryo überkleidet, allen Formveränderungen der unterliegenden Schichte sich anschmiegt, sich aber stets nur passiv verhält; sie ist es, welche das schon ausgebildete Federchen als schlauchförmige Hülle umgibt; in allen Stadien der Entwicklung werden wir ihr begegnen.

Einwärts dieser Schichte folgt eine einfache Lage grosser, plumper, rundlicher Zellen mit grossem rundlichen Kern; sie setzt sich unmittelbar in die gleichbeschaffene Schicht der Oberhaut — id est in das rete Malpighii — fort, von dem sie sich im jüngsten Federwärtchen durch Nichts unterscheidet. — Aus dieser Zellenlage allein wird das künftige Federchen gebildet, ich will sie darum als „Keimschicht“ bezeichnen.

¹ Ein Punkt, der bisher von allen Forschern verkannt wurde. — Remak rath ausdrücklich zur Wahl pigmentirter Federanlagen; diese können jedoch bloss zur Orientirung der grössten Verhältnisse dienen, die feineren Details gehen ganz verloren.

Nach innen von dieser Schichte liegt das zellen- und kernreiche, succulente Gewebe der Papille, in welchem eine einfache Capillar-Schlinge aufsteigt.

Das Federwärzchen wächst allmählig zu einem stäbchenförmigen Gebilde heran, und damit ändert sich bald das bisherige höchst einfache Bild. — Die oberflächlichste Zellenlage ist sich gleich geblieben, die Keimschicht hat an Mächtigkeit zugenommen, besonders in den mittleren Antheilen; statt einer Zellenlage zählt man deren 3—4; die Zellen selbst erscheinen in derselben Form wie früher; das Gewebe der Papille zeigt keine Veränderung. — Fig. 1 versinnlicht diese Verhältnisse.

In der Keimschicht bereiten sich Vorgänge, die von entscheidender Wichtigkeit sind.

Die grossen, plumpen Zellen dieser Schichte waren bis jetzt ohne besondere Ordnung dicht aneinander gelagert; im kreisrunden Querschnitt der Federanlage füllten sie eine periphere Zone, die sich von dem centralen Papillargewebe mit einer scharfen, kreisrunden Linie abgrenzte. Die Keimschicht in toto bildet eine langgedehnte Kuppe, deren Innenwand als treuer Abguss der Papille bis jetzt gleichmässig eben war. Nun entstehen an dieser Wand 12—16 der Längsaxe parallel verlaufende, seichte Einkerbungen, in welche eben so viele Längsleistchen der Papille sich einsenken; die einfache Capillarschlinge der letzteren löst sich in mehrere netzartig unter einander verbundene Gefässchen auf, deren Zahl ich nicht bestimmen konnte; doch schien mir, dass es eben so viele sind als Einkerbungen in der Keimschicht gezählt werden. Diese Einkerbungen erreichen keine besondere Tiefe, doch sind sie der Ausdruck eines Furchungsvorganges, in Folge dessen die Keimschicht in eben so viele hart an einander geschmiegte Längssäulchen zerfällt, die sich allmählig zu den Fäserchen des Erstlingsfederchens heranbilden. In diesen Säulchen haben sich die Zellen der Keimschicht in Längszügen geordnet, sie sind viel kleiner und zahlreicher geworden als im früheren Stadium, und ich glaube, dass dies auf einen Verhornungsvorgang der ursprünglichen grossen Zellen zurückzuführen sei, da man in ein und derselben Federanlage nahe der Basis die grossen, plumpen, höher oben aber die viel zahlreicheren und kleineren Zellen findet und niemals auf Zwischenbilder

stösst, welche einem Theilungsvorgang das Wort reden würden. Es findet also in der Federanlage ein ähnlicher Vorgang statt wie bei der Umwandlung der Zellen des Malpighischen Netzes in Epithelzellen nur mit dem Unterschiede, dass die federbildenden Zellen einer höheren Entwicklung in Form und Anordnung zueilen.

Die Betrachtung der in Fig. 2, 3 und 4 genau wiedergegebenen Querschnitte, welche ein und derselben Federanlage (13. Bruttag) aus verschiedener Höhe entnommen sind, spricht lebhaft für das Gesagte. Man sieht in Fig. 2 — einem Querschnitt nahe der Basis — rings um die Papille in einer ununterbrochenen Zone gelagert die grossen, plumpen Zellen der Keimschicht, welche durch nachrückende hinaufgeschoben, allmählig kleiner werden und etwas höher oben — Fig. 3 — in 16 rosettenartig nebeneinander gelagerten Feldern — dem Resultate der Furchung — geordnet sind. Entsprechend der Verdickung der mittleren Antheile der Federanlagen ist dieser Querschnitt von bedeutenderem Durchmesser als sein Vorgänger.

Der derselben Federanlage etwas über ihrer Mitte entlehnte Querschnitt Fig. 4 führt in jedem Felde neben den schon bekannten Verhältnissen eine neue Art Zellen vor Augen; während der mittlere Antheil jedes Feldes die früheren, rundlichen Zellenformen zeigt, tritt an den Begrenzungslinien gegen die Nachbarfelder je eine Reihe ovaler, etwas kleinerer und dickwandiger Zellen auf; an jeder Grenzlinie stossen also zwei Reihen solcher Zellen zusammen und sind in so regelmässigem Lageverhältnisse zu der sie trennenden Grenzlinie wie etwa gegenständige ungestielte Blätter zu ihrem Axentheil. Erst glückliche Längsschnitte, die durch die Ebene einer solchen, mir in ihrer Bedeutung noch unklaren Zellenlage geführt waren, brachten mir Verständniss. Da sah ich diese Zellen in langen, bilateral correspondirenden, dichten, in einem nach oben zu offenen, sehr spitzen Winkel zu der Längsaxe der Federanlage gestellten Parallelreihen angeordnet. Fig. 7. Ich sah sie in Längsschnitten, die etwas älteren Entwicklungsstadien entnommen waren, in derselben charakteristischen Anordnung, zudem waren die der Axe ferner liegenden verschmächtigt und dafür erstaunlich in die Länge gezogen — Fig. 8 —; noch ältere Stadien zeigten mir endlich diese Zellen

in der für die feinen Seitenfäserchen so charakteristischen früher beschriebenen Form und gegenseitiger Verbindung. Fig 9.

Die im Querschnitt Fig. 4 an den Grenzlinien der einzelnen Felder so reizend regelmässig geordneten Zellen gehören demnach eben so vielen Seitenfäserchen an, die wegen ihrer zur Längsaxe schiefen Verlaufsrichtung von einem Querschnitte schief getroffen werden, und zwar gehört jede dieser Zellen je einem seitlichen Fäserchen an. Die zumeist nach innen gelegenen repräsentiren Schiefschnitte von Fäserchen, welche in der Höhe des Schnittes, die weiter gegen die Peripherie liegenden aber Schiefschnitte jener Fäserchen, welche in absteigender Tiefe vom gemeinschaftlichen Schäftchen abgehen.

Für den Aufbau des Schäftchens bleiben die mittleren Zellen jedes Feldes übrig — so viele als nicht zur Bildung der seitlichen Fäserchen verwendet wurden; schliesslich bleibt für das Schäftchen bloss eine Längsreihe dicht an einander gelagerter, etwas abgeplatteter Zellen übrig, die in Gestalt und Anordnung sehr an die Zellen des Haarmarkes erinnern.

Hiemit ist das Wesentlichste über die Entwicklungsvorgänge des Erstlingsfederchen gesagt; sie gleichen im Grossen und Ganzen jenen, welche wir bei Bildung der Haare verfolgen können, nur mit dem Unterschiede, dass letztere in der Haut selbst sich abspinnt, während erstere auf der Hautoberfläche beginnt und endigt. Den Reigen eröffnet da und dort eine Wucherung der Malpighischen Schleimschicht, welche allein wie der Pflanzenkeim alle Elementartheilchen zum Bau des künftigen Gebildes liefert. Unter Zufuhr reichlicheren Ernährungsmaterials durch eine gefässreiche Papille, deren Vascularisation den Entwicklungsvorgängen proportional zunimmt, erlangen die Zellen der Keimschicht eine ganz ausgezeichnete Entwicklungsfähigkeit; sie ordnen sich in so viel Gruppen als im künftigen Federchen Hauptfasern gezählt werden und differenziren sich in jeder Gruppe nach den Zellentypen der Haupt- und Nebenfäsern.

So lange die Zellen in lebhaftem Wachsthum begriffen sind, liegen sie dicht concentrirt rings um die saftreiche Papille, ihr zunächst die wenigst entwickelten.

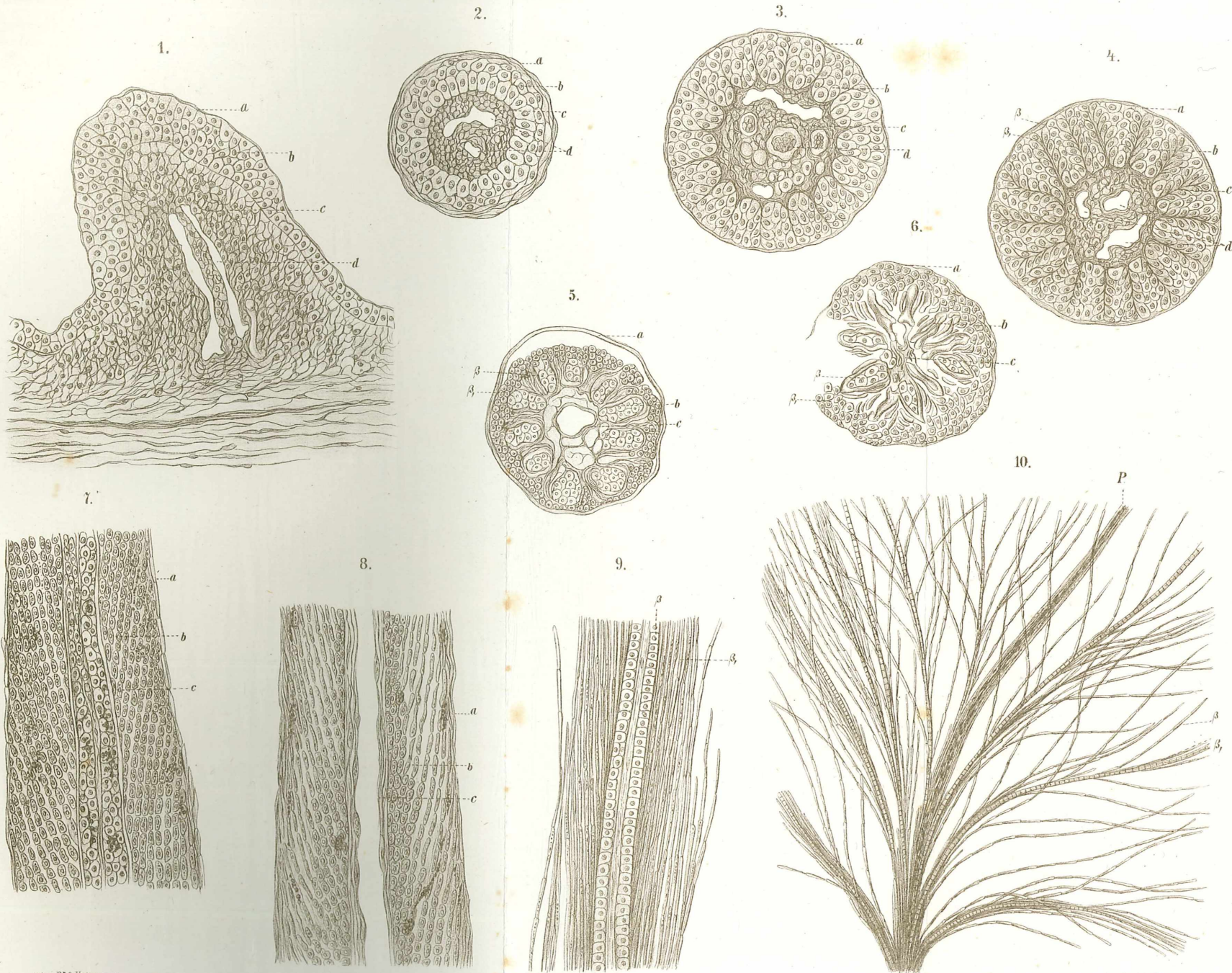
Die schlauchförmige Epithelialhülle dient wohl dazu, die noch unfertigen Theilchen möglichst nahe der nährenden Papille

zu halten. Ist einmal das Federchen fertig, so werden Papille und Epithelialhülle überflüssig, sie schwinden beide.

Die Anordnung der einzelnen Theile in den etwas vorgerückteren Federanlagen zeigen recht deutlich die Querschnitte in Fig. 5 und 6, welche beiläufig der Mitte von Federanlagen des 15. und 16. Bruttages entnommen sind: Die Peripherie bildet der Epithelialschlauch, an ihn zunächst schliessen sich die zahlreichen, seitlichen Fäserchen, deren Querschnitte wegen der cylindrischen Form ihrer Zellen als ganz kleine Kreise mit centralem punktförmigem Kern erscheinen. Die Mitte gehört dem Gewebe der Papille an, welche in den letzten Entwicklungsstadien immer schwächer wird; zwischen eingelagert sind die von einander deutlich abgegrenzten Hauptfäserchen, deren grosse Zellen mit zunehmendem Alter der Federanlagen immer spärlicher werden, bis schliesslich nur mehr eine Reihe zurückbleibt. — Immer mehr und mehr sondern sich die reifenden Formen von einander und liegen am Ende nur noch locker in dem gemeinsamen Epithelialschlauche; es zeigt sich dies deutlich in Fig. 6, wo trotz der grössten Zartheit, mit welcher der Schnitt behandelt war, in der Lagerung der Theilchen eine leichte Unordnung eintrat. Federanlagen des 17. Bruttages schliessen unter ihrer Epithelhülle bereits so weit entwickelte Federchen ein, dass nur mehr Zupfpräparate derselben zum Studium verwendet werden können. Fig. 10.

Anhangsweise will ich noch erwähnen, dass gleichzeitig mit den Keimen für die Erstlingsfedern die Keime für die grossen Schwungfedern gebildet werden und zwar in Form von Einstülpungen der unteren Schichte des Hornblattes, welche tief in die Musculatur, ja bis an das Periost der oberen Extremitäten eingesenkt werden; sie schnüren sich bald zu kleinen Säckchen ab, diese werden von unten her durch eine gefässführende Papille in sich selbst eingestülpt und erhalten eine bindegewebige Hülle, die Federscheide der Autoren. In den Federsäckchen geht dann allmählig ein ähnlicher Differencirungsvorgang der Keimzellen vor sich, wie ich ihn oben bei der Bildung der Erstlingsfederchen beschrieben habe; es tritt aber insofern eine Modification ein, als sich die jüngeren Formbildungen symmetrisch an zwei einander entgegengesetzten Seiten der durch die vordrängende Papille bedingten Einstülpung des Säckchens anlegen, welch' letztere

jedoch im weiteren Entwicklungsvorgang zum mächtigen gemeinsamen Schaft, nach unten hin zum Kiel wird, während die übrigen Theile des Federsäckchens den Aufbau der Fahnenstrahlen übernehmen. — Wenn das Hühnchen aus dem Ei schlüpft, sind diese Anlagen der Schwungfedern wohl schon ziemlich gross geworden, es braucht aber noch vieler Tage bevor sie reif werden und die bindegewebige Scheide durchbrechen; sie können daher nicht mit in eine Reihe zu den Erstlingsfedern gestellt werden.



Erklärung der Tafel.

- Fig. 1. Längsschnitt einer Federanlage vom 10. Bruttage.
In allen Figuren gleich
- | | | |
|---|---|--------------------|
| { | a | Epithelialhülle. |
| | b | Keimschichte. |
| | c | Papillargewebe. |
| | d | Capillarschlingen. |
- Fig. 2. Querschnitt einer Federanlage vom 13. Bruttage nahe der Basis.
Fig. 3. " " Mitte.
Fig. 4. " " " " " etwas üb. d. Mitte.
 β Der mittlere Antheil jedes der 16 Felder, in welche die Keim-
schicht sich getheilt hat, mit den ursprünglichen Zellenformen.
 β_1 Die regelmässigen Reihen von Zellen an den Grenzlinien der
einzelnen Felder, — Andeutungen der künftigen Seiten-
fäserchen.
Fig. 5. Querschnitt einer Federanlage vom 15. Bruttage — Mitte.
Fig. 6. " " " " 16.
 β Hauptfäserchen. β_1 Seitenfäserchen.
Fig. 7. Längsschnitt einer Federanlage vom 13. Bruttage. — Buchstaben
mit derselben Deutung wie früher. — Die Capillarlichtung mit em-
bryonalen Blutkörperchen strotzend gefüllt.
Fig. 8. Längsschnitt einer Federanlage vom 14. Bruttage; — hie und da
amorphe Pigmentmassen zerstreut.
Fig. 9. Längsschnitt einer Federanlage vom 16. Bruttage.
 β Hauptfäserchen. β_1 Nebenfäserchen.
Fig. 1—9 sind nach der Natur gezeichnet bei Hartnack Objec-
tiv 7, Ocular 3.
Fig. 10. Federanlage vom 17. Bruttage, zerpupft (untere Hälfte).
P. Papille in Rückbildung begriffen.
 β Hauptfäserchen. β_1 Nebenfäserchen.
Gezeichnet bei Hartnack Object 4, Ocular 3.
Sämmtliche Zeichnungen sind von Dr. Heitzmann ausgeführt.